

**El género *Hygromia* Risso, 1826 en la Península Ibérica,
con descripción de *Hygromia gofasi* sp. nov.,
y consideraciones sobre la interpretación funcional
del aparato estimulador de Hygromiidae**

por Carlos E. PRIETO y Ana I. PUENTE

Resumen. — Una nueva especie de *Hygromia*, *H. gofasi* sp. nov., se describe de una localidad de Andorra. Sus características anatómicas, intermedias entre los dos subgéneros descritos, no permiten su inclusión en ninguno de ellos. Además, se redescubre *Helix Tassyi* Bourguignat, 1884 a partir del holotipo, que por el momento se considera especie válida de *Hygromia*. Por otra parte, se ha efectuado una revisión bibliográfica de las especies del género en la Península Ibérica, lo que, junto al estudio de numeroso material, ha permitido perfilar sus distribuciones : *H. cinctella* en la región de Montpellier y en Piréneas-Atlánticas, donde ha sido introducida; *H. limbata*, ampliamente extendida desde el sur de Aude y norte de Barcelona hasta el centro de Cantabria, y hasta la Sierra de la Demanda hacia el interior peninsular; *H. tassyi* en una pequeña región del sur de Ariège. Finalmente, se discuten las dos posibles vías de emisión de la secreción mucosa en *Hygromia* durante la cópula, concluyendo que ésta se produce por el extremo de la estructura vaginal interna, previo almacenamiento en el saco accesorio, lo que invalidaría la hipótesis que considera al saco accesorio como un saco del dardo degenerado. Además, se aportan otros datos que apoyan la hipótesis de la funcionalidad del saco accesorio de Hygromiidae como reservorio de la secreción mucosa.

Résumé. — Une nouvelle espèce du genre *Hygromia*, *H. gofasi* sp. nov., est décrite d'une localité d'Andorre. Ses caractéristiques anatomiques, intermédiaires entre les deux sous-genres décrits, ne permettent de l'inclure dans aucun d'entre eux. *Helix tassyi* Bourguignat, 1884 est redécrite à partir de l'holotype et considérée comme une espèce valide d'*Hygromia*. Une révision bibliographique des espèces du genre dans la Péninsule Ibérique, ainsi que l'étude d'un abondant matériel ont permis de préciser les distributions : *H. cinctella* dans la région de Montpellier ainsi que dans les Pyrénées-Atlantiques, où elle a été introduite; *H. limbata* très répandue depuis le sud de l'Aude et le nord de Barcelone jusqu'au centre de Cantabria et, vers l'intérieur péninsulaire, jusqu'à la Sierra de la Demanda; *H. tassyi* dans une petite région du sud de l'Ariège. Finalement, les deux voies possibles d'émission de la sécrétion muqueuse pendant la copulation chez *Hygromia* sont discutées. Il est conclu que celle-ci se produit par l'extrémité de la structure vaginale interne, avec au préalable une accumulation dans le sac accessoire, ce qui invaliderait l'hypothèse selon laquelle le sac accessoire serait un sac du dard dégénéré. D'autres données sont apportées à l'appui de l'hypothèse de la fonctionnalité du sac accessoire des Hygromiidae comme réservoir de la sécrétion muqueuse.

C. E. PRIETO y A. I. PUENTE, *Departamento de Biología Animal y Genética, Facultad de Ciencias, Universidad del País Vasco, Apdo. 644, 48080-Bilbao (España).*

INTRODUCCIÓN

La clasificación del género *Hygromia* Risso, 1826 ha sufrido numerosas vicisitudes en los últimos años a causa de las diferentes interpretaciones de las estructuras de valor taxonómico, especialmente del aparato genital. Un resumen de la misma se presenta en GIUSTI y MANGANELLI (1987), quienes consideran que *Hygromia* (con los subgéneros *Hygromia* s. str. y *Riedelia*) es un género independiente de *Zenobiella*, *Lozekia*, *Ganula* y *Pyrenaearia*, taxones que anteriormente han estado incluidos en *Hygromia*.

Así, *Hygromia* incluiría únicamente dos especies, *Hygromia* (s.str.) *cinctella* (Draparnaud, 1801) e *H. (Riedelia) limbata* (Draparnaud, 1805). Sin embargo, BOURGUIGNAT (1884), en uno de sus últimos trabajos, describió la nueva especie *Helix tassyi* de Auzat (Ariège), indicando su pertenencia « au groupe des *Limbata*, groupe composé de formes spéciales à la chaîne des Pyrénées et aux contrées occidentales de la France », y remarcando que « Aucune de ces Hélices ne peut être confondue avec la *Tassyi*, qui est, sans contredit la plus caractérisée et la plus remarquable des formes de ce groupe ». Esas otras formas a que hace referencia BOURGUIGNAT (1884) (*odeca* Bourguignat in Locard, 1882, *hylonomia* Bourguignat in Locard, 1882 y *sublimbata* Bourguignat in Locard, 1882) son incluidas entre los sinónimos de *H. limbata* por GERMAIN (1930), quien, no obstante, considera a *Hygromia tassyi* especie válida. La única mención reciente en este sentido es la de RICHARDSON (1980), quien también la incluye entre los taxones válidos de *Hygromia*. Por el contrario, BOFILL *et al.* (1918) incluyen en la « forma pirenaica de *H. limbata* » a *H. tassyi*.

No hace mucho tiempo tuvimos ocasión de recolectar en una localidad de Andorra material perteneciente a *Hygromia* pero no asignable a *H. limbata* ni a *H. cinctella*. Dada la escasa distancia entre esta localidad y la típica de *H. tassyi*, referimos en principio tal material a esta última. Sin embargo, una comparación con el holotipo de *H. tassyi* no ha confirmado tal suposición, por lo que el material procedente de Andorra es asignado a un nuevo taxón, *Hygromia gofasi* sp. nov. Además, se redescubre y figura *H. tassyi* a partir del citado holotipo.

Por otra parte, el estudio de material referible a *H. cinctella* procedente del departamento de Pyrénées-Atlantiques, así como otro numeroso para *H. limbata* de diversas localidades peninsulares, ha permitido revisar y actualizar los datos de las especies del género en la Península Ibérica, así como discutir las distintas interpretaciones dadas a las partes del aparato estimulador de *Hygromia*.

***Hygromia gofasi* sp. nov.**

LOCUS TYPICUS : Santuario de Meritxell (Andorra, CH8412, 1600 m), 24.07.1983, C. E. PRIETO y A. G. PRIETO leg., 15 ej., bajo piedras esquistasas junto a la fuente del santuario. Holotipo y 12 paratipos en la colección de Malacología de la Universidad del País Vasco; 2 paratipos en el Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

DESCRIPCIÓN

Concha (figs. 2, 4, 6) : Globulosa, convexo-cónica por encima y globosa por debajo; ombligo casi recubierto; espira cónica formada por 5.5-6 vueltas convexas de crecimiento

lento; última vuelta poco más ancha que la anteúltima, redondeada y apenas descendente; suturas marcadas; abertura oblicua y ovalar con peristoma blanquecino, frágil, algo reflejado y con un labio interno blanco bien marcado; borde columelar ensanchado y reflejado sobre el ombligo; cáscara delgada, translúcida, de color córneo amarillento, sin banda carenal y frecuentemente con escoriaciones; estriación fina con microescultura a modo de pequeñas escamas.

Dimensiones del holotipo : diámetro = 10.8 mm; altura = 7.6 mm.

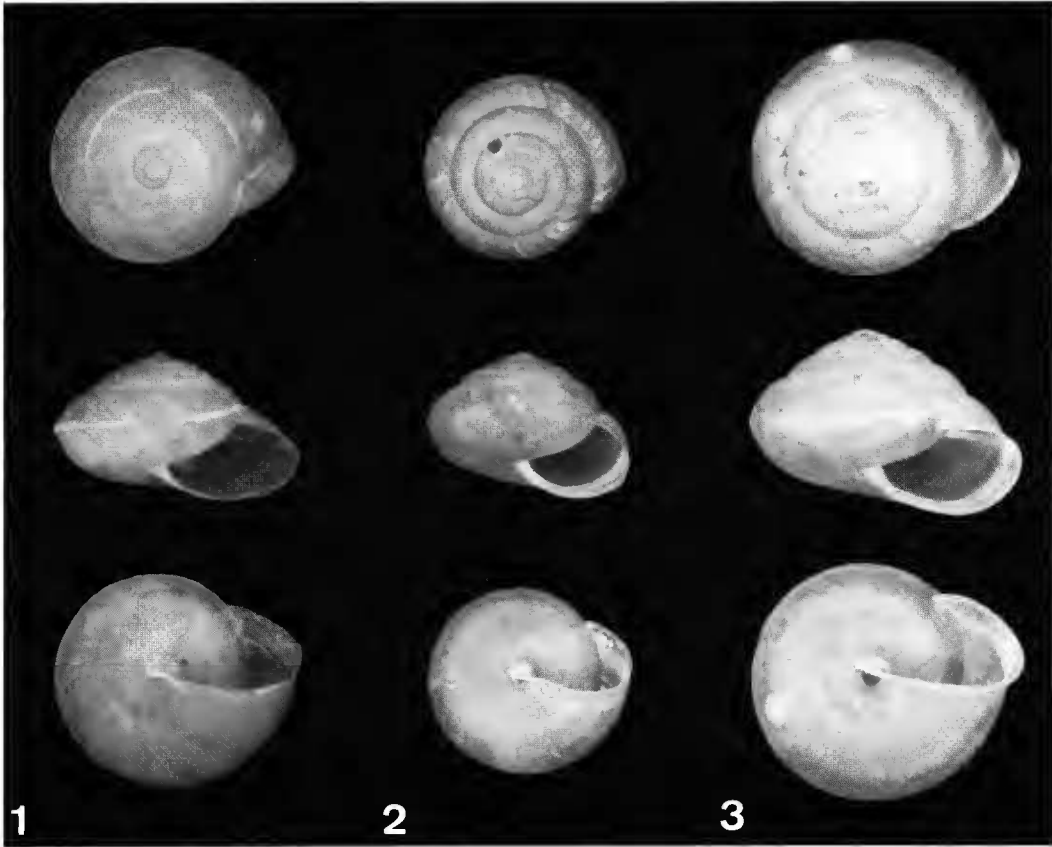
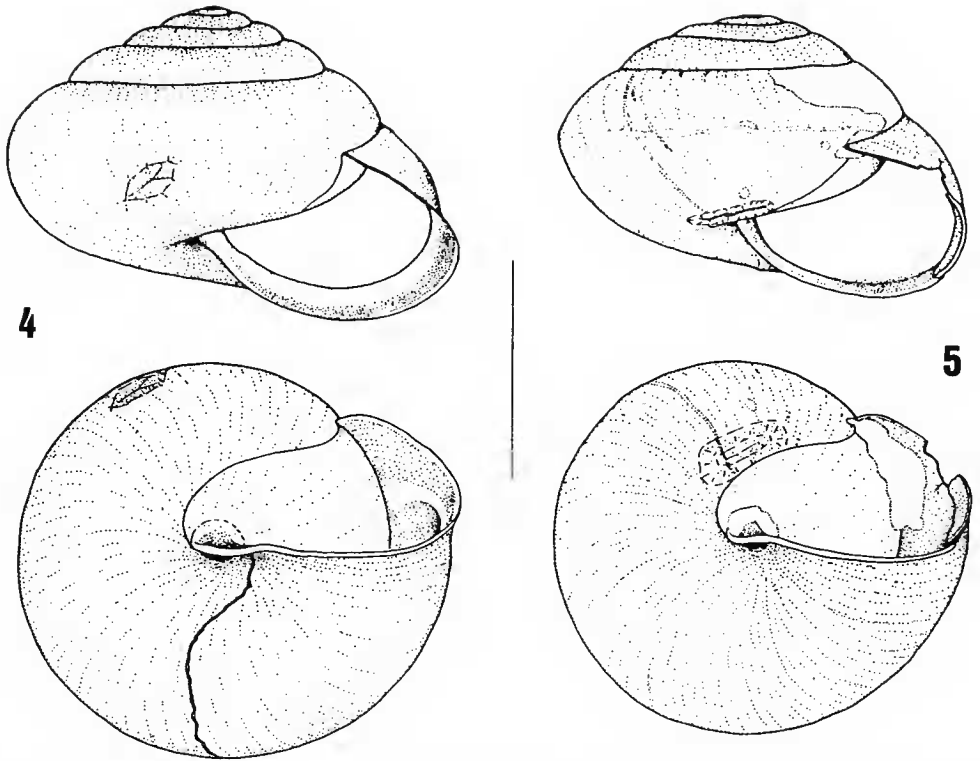


FIG. 1-3. — Conchas de las especies de *Hygromia* conocidas anatómicamente. 1, *H. cinctella* (Peyrehorade, Pyrénées-Atlantiques); 2, *H. gofasi* sp. nov. (Meritxell, Andorra); 3, *H. limbata* (Kakouetta, Pyrénées-Atlantiques). Todas, $\times 2.65$.

Aparato genital (figs. 7-12) : Gónada, conducto hermafrodita, glándula de la albúmina y espermoviducto sin especiales características. *Parte masculina* : Conducto deferente largo y delgado. Flagelo corto y puntiagudo ($l = 1.5-2$ mm). Epifalo muy largo, con grosor uniforme y generalmente enrollado. Músculo retractor del pene largo y delgado. Pene cilíndrico y mitad de largo que el epifalo; está plegado sobre sí mismo por causa de una fuerte vaina conjuntivo-



FIGS. 4-5. — 4, concha de *H. gofasi* sp. nov. (holotipo); 5, concha de *H. tassyi* (holotipo). Escala : 5 mm.

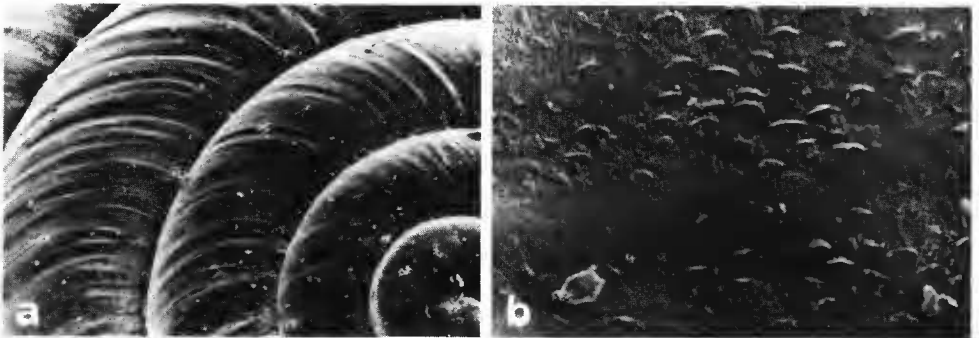
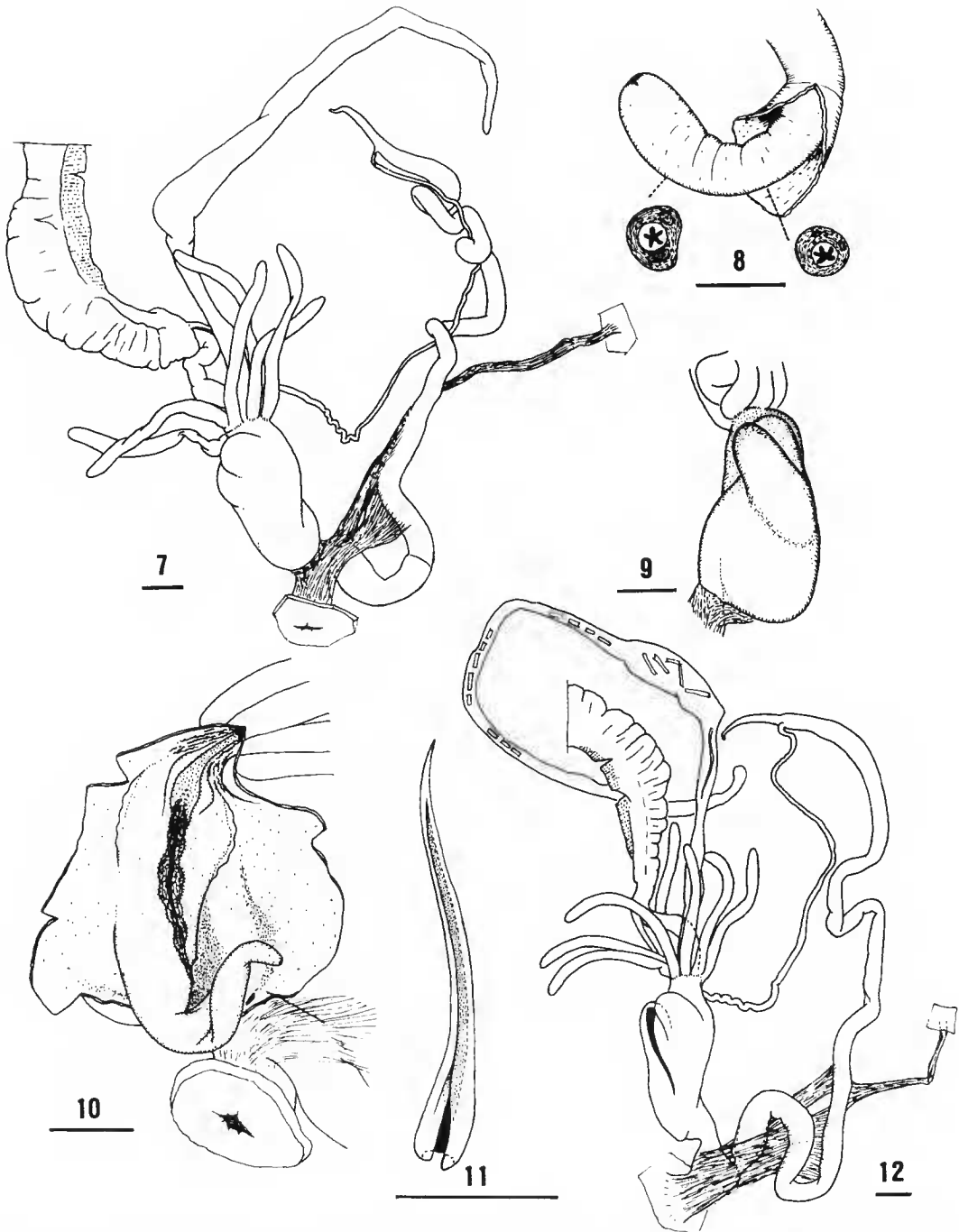


FIG. 6. — Microescultura de la concha de *H. gofasi* sp. nov. (a, $\times 50$; b, $\times 500$).



FIGS. 7-12. — *Hygromia gofasi* sp. nov. : aparato genital y algunas de sus partes (Meritxell, Andorra). 7, parte distal del aparato genital; 8, papila penial y dos secciones transversales a diferentes niveles; 9, vista lateral del complejo del saco del dardo; 10, interior de la vagina mostrando el cono vaginal (holotipo); 11, dardo; 12, parte distal del aparato genital de otro paratipo. Escala : 1 mm.

muscular existente entre la parte proximal del pene y la región atrial. En el interior del tercio distal del pene se encuentra una papila penial cónica (fig. 8), de unos 3 mm de longitud y con abertura apical; en sección transversal muestra una pared gruesa con dos pequeñas lagunas y un canal central en forma de estrella. *Parte femenina* : Oviducto libre de mediana longitud, generalmente plegado. De su base parte un conducto tan grueso como el oviducto libre y de mediana longitud que desemboca en una bursa copulatrix muy larga y delgada, con su parte basal más engrosada que la estilizada parte distal. Glándulas mucosas, 6 a 8 que parten de cuatro puntos, dispuestas radialmente alrededor de la parte inicial de la vagina. Vagina corta y muy engrosada, con dos sacos en uno de sus lados, el interno más grueso y corto que el externo, el cual está diferentemente orientado y algo arqueado sobre el interno (fig. 9). El interior de la vagina está ocupado casi totalmente por una estructura alargada, cónica y adosada a la pared de la vagina en el lado donde están situados los sacos (fig. 10); el citado cono vaginal está perforado en su extremo y generalmente doblado sobre sí mismo; en el lado vaginal presenta una larga grieta que, cuando está abierta, muestra numerosos pliegues en sus labios y un profundo surco en el centro, recorrido por un pliegue, donde desembocan los sacos interno (= saco accesorio, carente de dardo) y externo (= saco del dardo), respectivamente en los extremos superior e inferior de la grieta. Este surco, una vez rebasada la salida del saco con dardo, se continúa por un conducto hasta el extremo apical del cono, donde se abre a la vagina. En la parte basal del cono vaginal se aprecia un canal, que se dirige hacia la base de las glándulas mucosas, y numerosos pequeños pliegues. El saco interno, de paredes gruesas y musculosas, está vacío, mientras que el externo presenta un dardo ligeramente retorcido y acanalado en toda su longitud (fig. 11). Finalmente existe un atrio corto.

Rádula : Fórmula 25-26 + C + 25-26. Diente central con una fuerte placa basal, un grueso mesocono y dos minúsculos ectoconos. Primeros dientes laterales con un grueso mesocono y un corto y grueso ectocono. Últimos laterales con mesocono con una protuberancia en el lado interno. Dientes marginales con mesocono de 2 ó 3 puntas proyectado sobre el ectocono del diente anterior y ectocono dividido de 2 a 5 cúspides irregulares.

DERIVATIO NOMINIS : La nueva especie está dedicada a Serge GOFAS, sin cuya ayuda y valiosas sugerencias no hubiera sido posible la descripción del taxón.

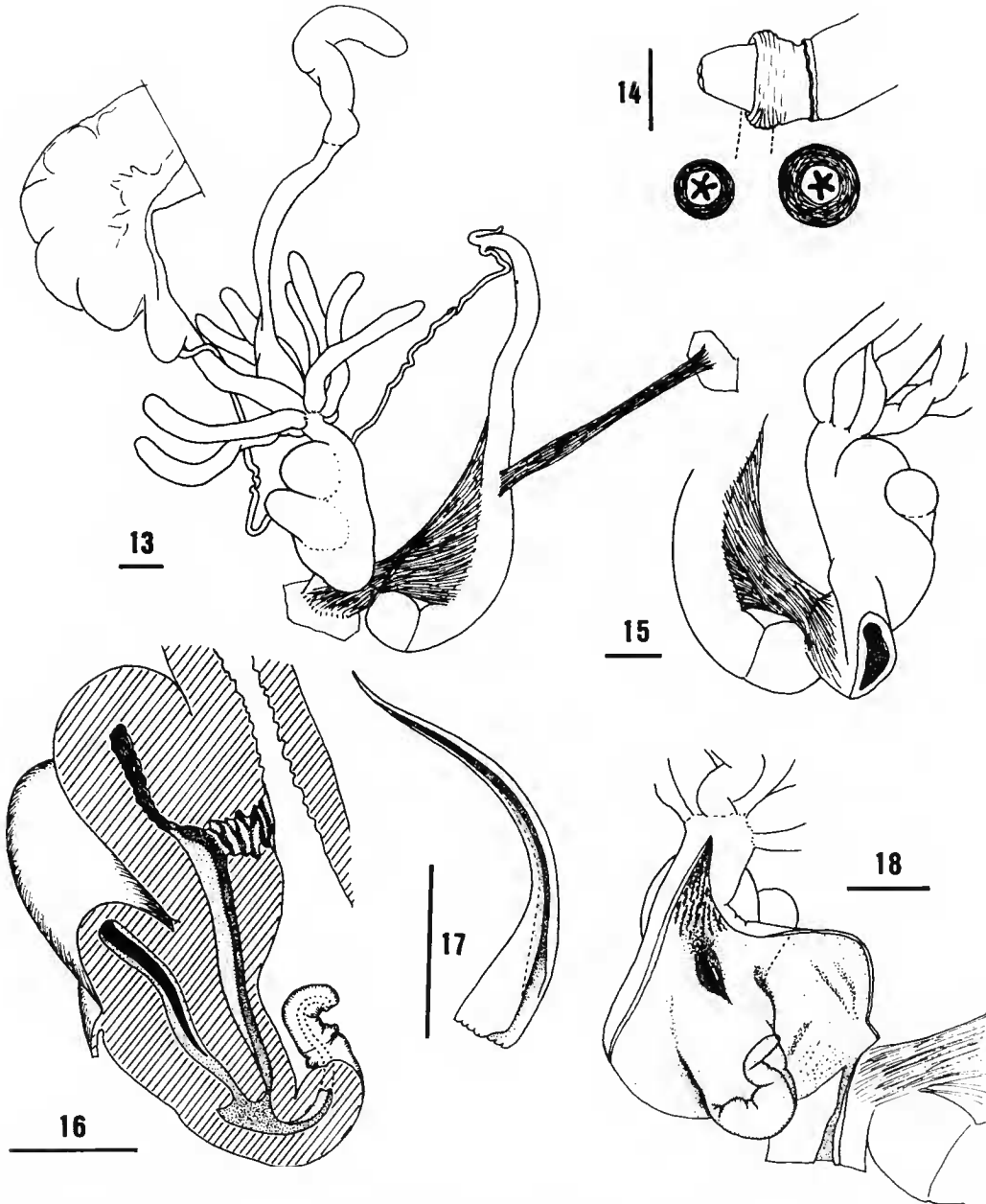
Hygromia tassyi (Bourguignat, 1884)

Helix tassyi Bourguignat, 1884, *Bull. Soc. Malac. France*, 1 : 357.

LOCUS TYPICUS : « La vallée de Vicdessos, sur les rochers humides des contreforts du pic du Montcalm, au-dessus du Village d'Auzat (Ariège) ». Holotipo en colección BOURGUIGNAT, Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

REDESCRIPCIÓN

Concha (fig. 5) : Pequeña (diámetro = 9.8 mm; altura = 6.4 mm), globosa, algo deprimida, convexo-redondeada por encima, casi aplanada en el ápice, con ombligo muy estrecho y casi totalmente recubierto por el borde columelar; espira formada por 5 1/4 vueltas poco convexas, de crecimiento lento y suturas poco profundas; última vuelta apenas mayor



FIGS. 13-18. — *Hygromia cinctella* : aparato genital y algunas de sus partes (Peyrehorade, Pyrénées-Atlantiques). 13, parte distal del aparato genital; 14, papila penial y dos secciones transversales a diferentes niveles; 15, vista posterior del complejo del saco del dardo; 16, sección longitudinal del complejo del saco del dardo; 17, dardo; 18, interior de la vagina mostrando el cono vaginal. Escala : 1 mm.

que la anteúltima, angulosa al principio, con una banda carenal blanquecina estrecha que desaparece hacia la abertura. Abertura oblicua, ovalada, apenas descendente; peristoma blanquecino, frágil y no engrosado, con el borde columelar reflejado sobre el ombligo. Cáscara frágil, translúcida, de color olivaceo claro, con estriación irregular poco marcada.

POSICIÓN SISTEMÁTICA DE *Hygromia gofasi* sp. nov. E *H. tassyi*

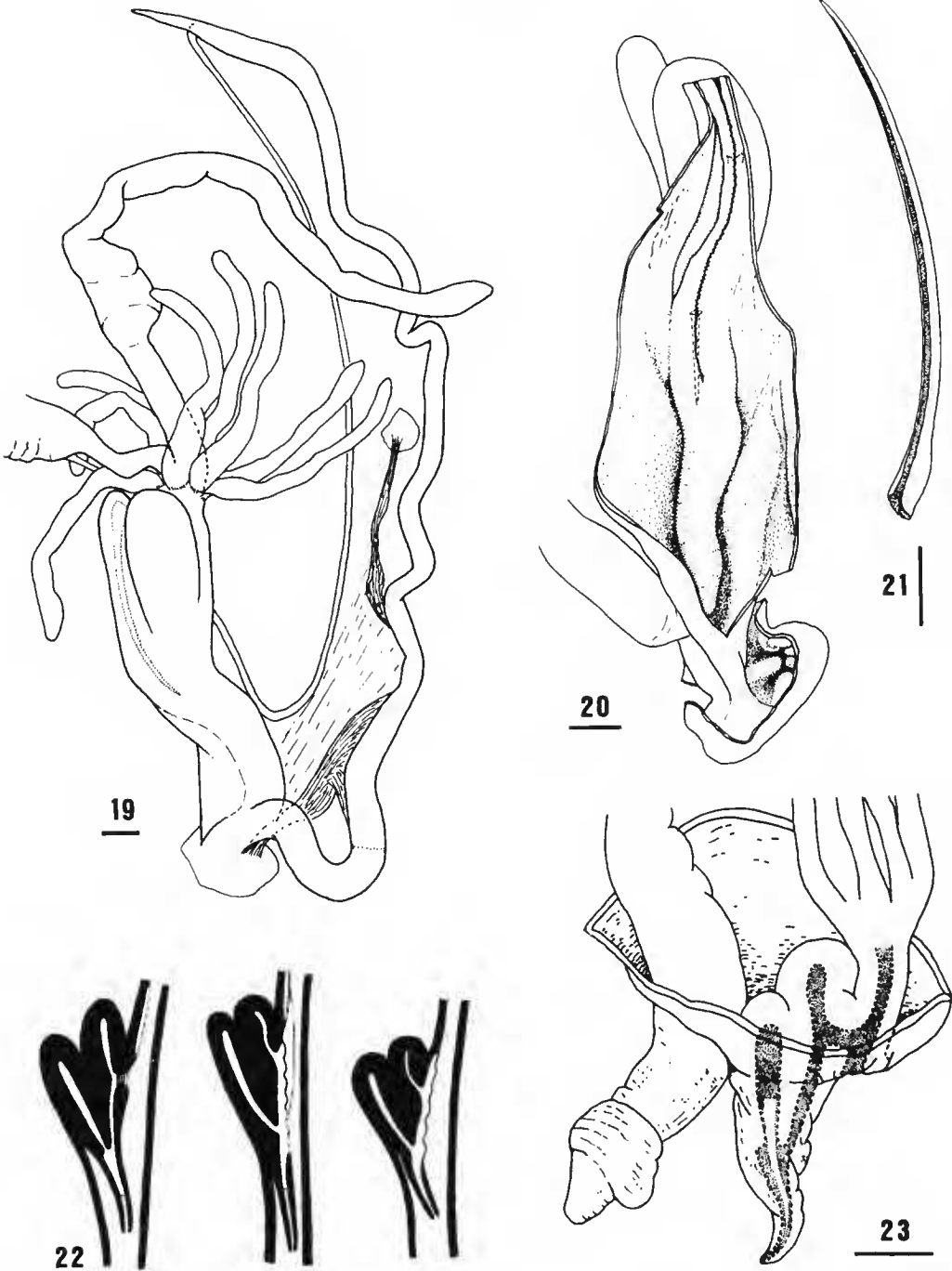
La concha de *H. gofasi* (figs. 2, 4) se diferencia de las otras especies de *Hygromia* (figs. 1, 3, 5) en la falta completa de la banda y de la angulosidad carenal, presente siempre en *H. cincitella*, frecuentemente en *H. limbata* y visible en el holotipo de *H. tassyi*. En común con *H. limbata*, presenta una abertura con peristoma provisto de reborde interno; la microescultura de la concha (fig. 6), formada por crestas muy poco marcadas, parece así mismo más similar a la de *H. limbata* (GIUSTI y MANGANELLI, 1987 : pl. 8, figs. C-D). En lo que se refiere al tamaño, *H. gofasi* es notablemente más pequeña que *H. limbata* (diámetro : 12-17 mm, según GERMAIN, 1930), aunque se aproxima a las dimensiones mínimas citadas por BOFILL *et al.* (1918) de algunas localidades pirenaicas.

Las peculiaridades conquiológicas de *H. tassyi* la separan de las demás especies del género; no obstante, su validez sistemática queda pendiente hasta que sea posible estudiar anatómicamente ejemplares topotípicos.

Anatómicamente, las diferencias señaladas por GIUSTI y MANGANELLI (1987) entre los subgéneros de *Hygromia* parecen claras : En *Hygromia* s. str. (figs. 13-18), el saco del dardo es de tamaño similar al accesorio y está provisto de un dardo retorcido, la bursa copulatrix es oval-alargada con un conducto bastante largo, y el pene y epifalo son de longitud media, mientras que en *Riedelia* (figs. 19-21), el saco del dardo es más esbelto y pequeño que el accesorio y está provisto de un dardo arqueado, la bursa copulatrix es larga y delgada y con conducto bastante corto, y finalmente el pene y epifalo son muy largos y delgados. Además se ha observado en *H. limbata* que el atrio está envuelto por una vaina que en uno de los lados forma una cavidad tapizada por crestas o gruesas papilas (fig. 20), carácter que no ha sido observado en las otras dos especies del género investigadas anatómicamente, y que recuerda a la cavidad o vaina presente en la región atrial de *Monachoides* (SCHILEYKO, 1972, 1978).

Estas diferencias, sin embargo, no son tan marcadas si se tiene en cuenta el aparato genital de *H. gofasi*. Este presenta algunas estructuras que recuerdan a las descritas para *H. cincitella*, especialmente la forma y el tamaño del saco del dardo, curvado sobre el saco accesorio, la forma del dardo, ligeramente retorcido, y finalmente, la posición de los sacos cerca del atrio, mientras que, por el contrario, la estructura de la papila penial, alargada y con lagunas, y la gran longitud del epifalo respecto del pene, así como la morfología del cono vaginal y de la bursa copulatrix indican una mayor relación con *H. limbata*.

No obstante, varias de las características que relacionan estas dos últimas especies parecen ser plesiomórficas para *Hygromia* : una papila penial larga y cilíndrica la presentan numerosos géneros de Hygromiinae, mientras que una abertura larga en el cono vaginal (fig. 22), un dardo con aristas desarrolladas y una bursa copulatrix alargada con un conducto corto aparecen también en *Zenobiella* (GIUSTI y MANGANELLI, 1987) ; por el contrario, parecen ser características apomórficas del género el corto flagelo frente a un epifalo muy largo y la acanaladura a lo largo del dardo, originada posiblemente a partir de un ensanchamiento de



FIGS. 19-23. — 19-21, *Hygronia limbata* : 19, aparato genital (Monte Altxueta, Navarra); 20, interior de la vagina mostrando el cono vaginal y la vaina atrial (Kakouetta, Pyrénées-Atlantiques); 21, dardo (como la fig. 19); 22, secciones esquemáticas longitudinales de la vagina mostrando la relación entre los sacos y las estructuras vaginales : izquierda, *H. cinctella*, centro, *H. limbata*, derecha, *Zenobiella subrufescens* (modificado de GIUSTI y MANGANELLI, 1987); 23, partes evertidas del aparato genital de *H. cinctella* mostrando la posición de los conductos internos del aparato estimulador (modificado de GIUSTI y MANGANELLI, 1987). Escala : 1 mm.

dos aristas de las cuatro existentes en el dardo de *Zenobiella*. *H. gofasi* se encontraría en una posición intermedia entre *Hygromia* s. str. y *Riedelia*, por lo que cabe preguntarse hasta qué punto tiene sentido la diferenciación subgenérica.

Por otra parte, y al margen de lo anterior, la morfología angulosa de la concha y la falta de peristoma en *H. cincitella* recuerdan a ejemplares juveniles de *H. limbata*, como lo atestiguan las determinaciones erróneas de *H. cincitella* que se comentan en el siguiente apartado; igualmente, el largo conducto de la bursa copulatrix y la reducida longitud de la parte masculina, en comparación con los de *H. limbata*, parecen indicar un origen de *H. cincitella* a partir de individuos no adultos de una especie ancestral de *Hygromia* que hubiesen alcanzado prematuramente la madurez sexual. En este sentido, GOULD (1977 : figs. 47-48) presenta la formación iterativa de morfos carenados originados por pedogénesis en *Poecilozonites bermudensis* en la que, al igual que en *H. limbata*, las conchas juveniles son carenadas mientras que las adultas sóloamente angulosas.

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA DE LAS ESPECIES DE *Hygromia* EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Las citas referida a *Hygromia cincitella* del sur de Francia y noreste de España son numerosas, pero la mayoría son menciones genéricas y no recogidas aquí; las localidades concretas son muy escasas, y parte deben ser consideradas erróneas :

FAGOT (1880) indica que gran parte de las determinaciones realizadas por MERMET (1843) son erróneas y, en concreto, señala que la cita de *H. cincitella* de Parc de Pau (YN19) debe referirse a conchas juveniles de *H. limbata*, indicando lo mismo para las de NANSOUTY (1872), quien la citó de Hendaye (XP00) y Cambo-les-Bains (XP20); GERMAIN (1930) parece seguir este criterio, ya que no menciona la presencia de *H. cincitella* en el departamento de Pyrénées-Atlantiques. Sin embargo, WATSON (1919) refiere material de Ciboure (XP10) a *H. cincitella*, presentando figuras de la concha y del aparato genital que confirman su identificación y, también, en cierto modo, las localidades citadas por NANSOUTY (1872), situadas a muy escasa distancia y que, por este motivo, consideramos válidas.

Por otra parte, VILELLA (1965) cita *H. cincitella* de Areo (CH61), en el Pirineo de Lérida, pero no *H. limbata*, especie profusamente citada de dicha región por BOFILL y HAAS (1920a); en este sentido, HAAS (1929) refiere a *H. limbata* la cita de *H. cincitella* de GRAELLS (1846) para « Alta Cataluña ». El examen de una concha de las recogidas por VILELLA (1965) muestra una microescultura típica de *H. limbata*, por lo que la hemos referido a esta especie. En cuanto a la cita de *H. cincitella* (LARRAZ y CAMPOY, 1980 ; LARRAZ *et al.*, 1981) de Quinto Real (Navarra, XN26), no es mencionada posteriormente por LARRAZ y JORDANA (1984), quienes indirectamente la consideran referida a *H. limbata*.

Por último, citan *H. cincitella* ANDRÉ (1982, fig. 1 : Ganges : 3 km W, EJ56 ; Arboras : les Frigoules, EJ34 ; Laroque, EJ56 ; Le Claux, EJ45 ; Cambo, EJ67 ; La Cadière, EJ66) y PERJESI (1985 : Montpellier, EJ73).

En lo que respecta a *H. limbata* (ver Anexo I), sóloamente hemos encontrado dos citas erróneas : el material citado como tal por OJEA y ANADON (1983) del Monte Naranco (Asturias, TP60), una vez examinado, ha resultado ser *Mengoana brigantina* (Da Silva Mengo,

1867); por otro lado, BOFILL y HAAS (1920b) comentan que la localidad de Vallvidrera (DF38), de la colección Salvañá, debe ser considerada un error de catalogación.

Respecto a *Helix tassyi*, como ya se ha comentado, fue considerada un sinónimo de *H. limbata* por BOFILL *et al.* (1918) pero no por GERMAIN (1930), quien, basándose en la descripción original, la consideró una especie válida. Las localidades citadas por LOCARD (1894) y GERMAIN (1930) no son más que repeticiones más o menos completas de la original (CH72), pero FAGOT (1890) añade otras dos: « Entre la cascade de l'Arse et le port de Guillou » y « Vallée d'Aulus », ambas en CH63.

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Hygromia*

— *H. gofasi* (fig. 24)

Conocida hasta ahora únicamente de la localidad típica, en Andorra.

— *H. tassyi* (fig. 24)

Conocida hasta ahora de la localidad típica y de otras dos cercanas situadas al noroeste, todas por encima de los 1500 m, en Ariège.

— *H. cinctella* (fig. 24)

NUEVAS LOCALIDADES : Peyrehorade (XP52, 80 m), 14.X.87, C. E. PRIETO y R. MARTIN leg., 8 ej + 1 c; sobre zarzas y ortigas junto riachuelo.

Su área de distribución comprende (GIUSTI y MANGANELLI, 1987) la Península Itálica, Córcega, Archipiélago Toscano, Sicilia y posiblemente Cerdeña, de donde es citada por PERJESI (1985), además del sureste de Francia (GERMAIN, 1930; KERNEY *et al.*, 1983). También se encuentra en Viena (Austria), Torquay (Devon, Inglaterra), Dinard (Ille-et-Vilaine) y Budapest (BIGGS, 1958; KERNEY *et al.*, 1983; PERJESI, 1985) como introducciones.

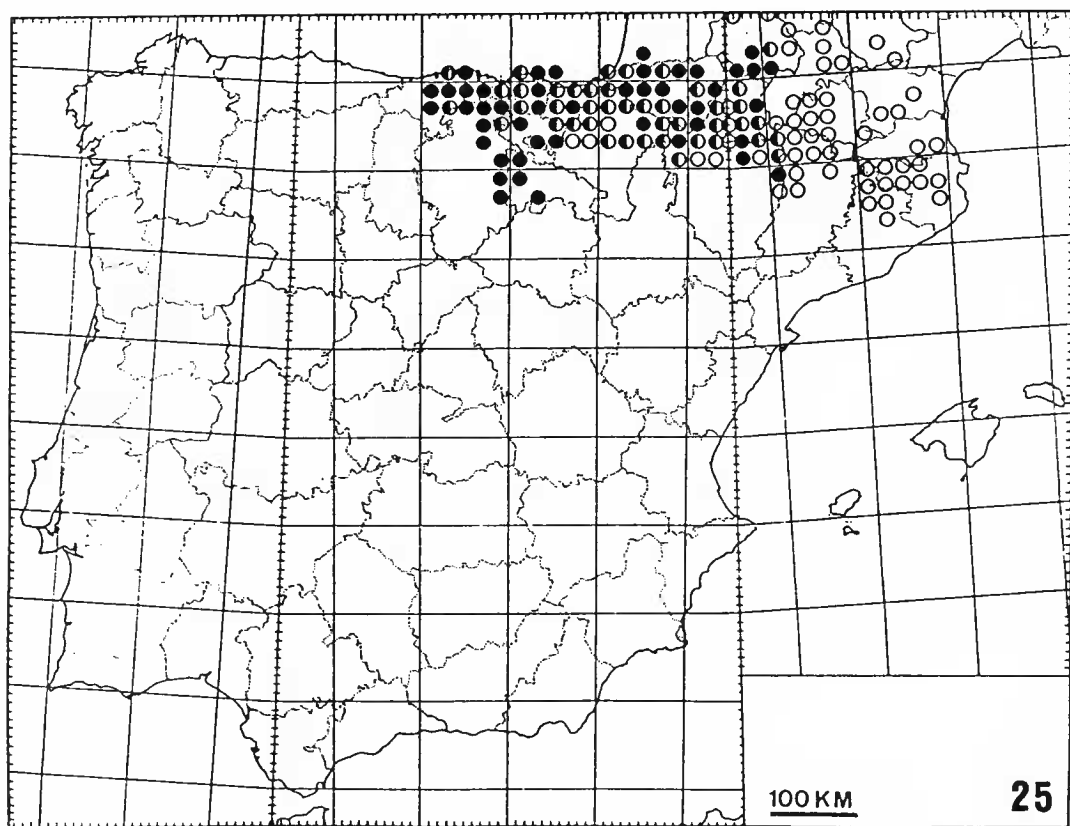
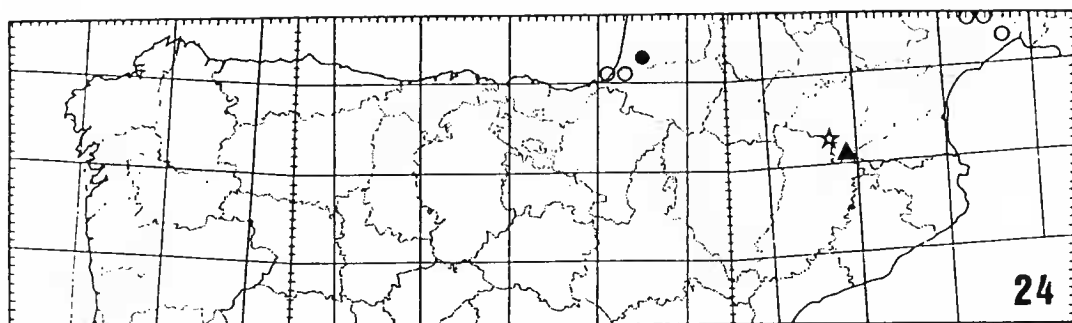
En la zona de estudio presenta una distribución fragmentada en dos subáreas. De un lado, la región de Montpellier, continua con el área principal de distribución (sureste de Francia e Italia), y de otro las localidades citadas de Pyrénées-Atlantiques, las cuales parecen deberse a una próspera introducción. Según GIUSTI y MANGANELLI (1987), esta especie suele encontrarse en áreas húmedas fuertemente humanizadas, lo que indica una susceptibilidad al transporte pasivo, como lo apunta también su presencia en Budapest (PERJESI, 1985) y otras localidades. BIGGS (1958) sugiere que, de acuerdo con los datos de MOQUIN-TANDON (1855), podría haberse extendido por el oeste de Francia durante el siglo pasado.

— *H. limbata* (fig. 25)

NUEVAS LOCALIDADES : Ver Anexo II.

Su área de distribución comprende desde el noroeste de Francia (salvo la región de Bretaña) hasta el norte de la Península Ibérica y algunas escasas localidades en el sur de Inglaterra, donde, al parecer, ha sido introducida (GERMAIN, 1930; KERNEY *et al.*, 1983; PRIETO, 1986).

En el área estudiada presenta una distribución muy nítida : región pirenaica y



Figs. 24-25. — Areas de distribución en la Península Ibérica y S de Francia de las especies de *Hygromia*, sobre cuadrículas UTM con puntos de 20 km de lado. 24, *H. gofasi* sp. nov. (triángulo), *H. tassyi* (estrella) e *H. cincitella* (círculos); 25, *H. limbata*. Los símbolos vacíos indican localidades bibliográficas, los llenos nuevas localidades y los medio llenos, localidades bibliográficas y propias.

subpirenaica y Montes Vascos, desde el norte de Gerona hasta el centro de Cantabria. La depresión del Ebro parece constituir el límite sur de distribución de esta especie, ligada a bosques húmedos. Las nuevas localidades confirman los datos previos y permiten precisar algo más su distribución. Así, *H. limbata* aparece de forma continua en el norte peninsular, desapareciendo paulatinamente hacia el oeste en la región central de Cantabria, donde parece ser sustituida por *M. brigantina*. También falta del centro y este de Burgos, así como de la mitad sur de Alava y Navarra, salvo por su presencia en algunas localidades aisladas situadas en lugares altos como las sierras de Cantabria y de Codés en Alava y Navarra; las localidades riojanas, en la Sierra de la Demanda, podrían constituir un enclave aislado. En Huesca, según material propio, *H. limbata* ocupa únicamente localidades de altitud superior a los 1000 m, y hacia el este se restringe igualmente a las áreas montañosas faltando en el valle del Segre y en el litoral catalán. En Cataluña penetra hacia el sur siguiendo las estribaciones de la Sierra de Montseny.

En la vertiente francesa de Pirineos parece una especie muy común; más al norte disminuye la densidad de localidades (con falta completa de datos para Landes y mitad occidental de Gers); en el extremo oriental de Pirineos, penetra hacia Aude hasta los Montes Corbières, faltando al norte (región de Carcassonne) y al sur (Canigou y valle del Tech). Una actualización de la información corológica con recolecciones intensivas parece urgente, ya que la mayor parte de las localidades del sur de Francia fueron citadas el siglo pasado.

IMPLICACIONES FUNCIONALES DEL APARATO ESTIMULADOR DE *Hygromia*

En *H. cinctella*, el saco interno (= saco accesorio) desemboca en la parte basal interna de un cono vaginal (fig. 16), frente a una abertura alargada que se abre al conducto vaginal, cuyas paredes presentan numerosos pequeños pliegues que llegan hasta la desembocadura de las glándulas mucosas (fig. 18); por otra parte, el saco externo (= saco del dardo) desemboca en el interior de la parte media del cono vaginal, donde no hay otra abertura. En *H. limbata* y *H. gofasi* la abertura es tan larga que sobrepasa el punto de desembocadura del saco del dardo (figs. 10 y 20), pero funcionalmente es similar, ya que se encuentra tan fuertemente cerrada en su parte inferior que a menudo resulta indistinguible su presencia.

Durante la cópula, el cono vaginal es evaginado al exterior junto con la papila penial (GIUSTI y MANGANELLI, 1987) y el aparato estimulador puede entonces proyectar el dardo (fig. 23). En este proceso, y dada la configuración del aparato estimulador, la secreción de las glándulas mucosas se puede expulsar por una de las dos vías posibles. La primera discurre por la luz vaginal, y la secreción saldría al exterior junto a la base del cono vaginal, es decir, por donde va a ser introducido el espermatóforo. La segunda discurre por el interior del cono vaginal, a través de la abertura situada en su base, con salida por el orificio apical del cono vaginal. Esto supone una vía indirecta más elaborada ya que la secreción mucosa debería producirse antes de la cópula, ser conducida al interior del cono vaginal, almacenada en el saco interno y finalmente proyectada al exterior, junto al dardo, por contracción de la musculatura de los sacos.

Varios hechos inducen a considerar esta segunda vía como más probable :

1. La secreción de las glándulas mucosas se comporta como una feromona, teniendo que entrar en el sistema circulatorio del otro individuo, mediante el pinchazo del dardo como

vector, para que funcione como acortador (activador) de la cópula (ADAMO y CHASE, 1990). En el caso de *Hygromia*, la inyección de la secreción mucosa debe realizarse o bien por la acanaladura presente en el dardo o, si no, debe depositarse lo más cerca posible de los pinchazos producidos por el dardo; en cualquiera de los casos, la secreción debe pasar al conducto interno del cono vaginal antes de la cópula. La secreción mucosa no parece intervenir en la transferencia del espermátforo (ADAMO y CHASE, 1990); efectivamente, la cópula y la consiguiente transferencia del espermátforo ocurren siempre, independientemente de la estructura y composición del aparato estimulador. Por tanto, debe desecharse la emisión directa de la secreción mucosa por la luz vaginal en los géneros que presentan cono vaginal. En relación con esto, las glándulas mucosas persisten en grupos que han perdido el saco o los sacos del dardo, pero no existen, sin embargo, géneros con sacos del dardo que carezcan de glándulas anexas (salvo *Circassina circassica* (Mousson, 1863), según SCHILEYKO (1991 : 190)). La aplicación tópica del mucus, como indica CHUNG (1986, en ADAMO y CHASE, 1990) para *Helix*, no tiene efecto en la eversión del genital por lo que, en los grupos sin saco del dardo, la secreción mucosa debe tener otros mecanismos de actuación.

2. La abertura basal del cono vaginal y el conducto existente entre la desembocadura de los sacos carecerían de función si la secreción glandular discurriese directamente por la luz vaginal. Igualmente, el gran tamaño y la fuerte musculatura del saco accesorio indican que se trata de un órgano funcional; en este sentido, no parece lógica la gran variabilidad existente en la forma, tamaño y posición del saco accesorio si se tratase de una estructura residual no funcional, como sugieren GIUSTI y MANGANELLI (1989). Sería interesante la investigación de la composición histoquímica de las sustancias no consolidadas que se suelen observar en el interior del saco accesorio tras su disección, para confirmar su origen en las glándulas mucosas.

3. Los pliegues de la parte superior de la vagina, entre la desembocadura de las glándulas mucosas y la abertura basal del cono vaginal, donde también están presentes, parecen estructuras destinadas a conducir las secreciones mucosas hasta el saco accesorio. Dichos pliegues se encuentran también en géneros carentes de cono vaginal, y discurren entre la inserción de las glándulas mucosas y la desembocadura de los sacos.

IMPLICACIONES SISTEMÁTICAS

En relación con lo expuesto se encuentra el debate actualmente existente sobre la interpretación de las estructuras que forman el aparato estimulador de la familia Hygromiidae, en el que se mantienen dos opiniones claramente enfrentadas, con diferentes implicaciones filogenéticas y sistemáticas.

La posición clásica (GERMAIN, 1930; HESSE, 1931) considera que el saco interno, cuando existen dos en el mismo lado de la vagina, es un saco del dardo residual. Más recientemente, SCHILEYKO (1978, 1991) y GIUSTI y MANGANELLI (1987, 1989), siguiendo esta interpretación, consideran que cuatro sacos del dardo, dos a cada lado de la vagina y provistos de dardos, constituyen el estado plesiomórfico del aparato estimulador de Hygromiidae, y que, tempranamente, los sacos del dardo internos perdieron su funcionalidad quedando como sacos residuales; de esta estructura se derivarían los diferentes aparatos estimuladores presentes en

las subfamilias actuales. Como consecuencia, y utilizando también otros caracteres, SCHILEYKO (1978) considera la superfamilia Hygromioidea (con Hygromiidae únicamente) independiente de Helicoidea (con Helicidae, Bradybaenidae y otras), cuyo aparato estimulador primitivo tendría una estructura radial múltiple, de Sphincterochiloidea, con un primitivo aparato estimulador con sarcobelum, y de Helicodontoidea, con aparato estimulador compuesto por un pequeño saco sin dardo situado en la base de la glándula mucosa única.

La otra posición es más reciente y ha sido propuesta y desarrollada por NORDSIECK (1987), quien considera que el aparato estimulador plesiomórfico de Hygromiidae estaría constituido por dos sacos del dardo, uno a cada lado de la vagina, con sus correspondientes sacos accesorios y haces de glándulas mucosas en posición superior; los sacos accesorios tendrían una función de acumulación de la secreción de las glándulas mucosas y de la subsecuente eyección durante la cópula. Dicho autor considera que Hygromiidae forma un grupo monofilético con Helicidae y Bradybaenidae y que la superfamilia Helicoidea comprende, además de las citadas, a Xanthonychidae y Sphincterochilidae.

En nuestra opinión, la hipótesis elaborada por SCHILEYKO (1978, 1991), carece de pruebas que la avalen puesto que aún no se ha descrito ninguna especie de Hygromiidae con dos pares de sacos provistos de dardos, y porque los sacos carentes de dardo, caso de estar presentes, nunca se encuentran en la posición inferior. La explicación dada por SCHILEYKO (1991 : 190) a estas objeciones no nos parece tan obvia. La segunda hipótesis, por el contrario, puede sustentarse en otros datos :

1. La emisión de la secreción mucosa se efectúa de diversas formas en las familias mencionadas, pero siempre ocurre junto al punto de actuación del dardo o del sarcobelo : en Sphincterochilidae desemboca en la base del apéndice situado en el extremo apical del aparato estimulador atrial (FORCART, 1972); en Xanthonychidae parece haber gran variabilidad (NORDSIECK, 1987), con glándulas desembocando tanto sobre el saco del dardo (*Helminthoglypta*, *Cepolis*) como en su base (*Trichodiscina*, *Xanthonyx*); en Bradybaenidae desemboca directamente en un reservorio comunicado e implantado sobre el saco del dardo (SCHILEYKO, 1978; NORDSIECK, 1987); finalmente, en Helicidae, las glándulas presentan troncos musculosos y desembocan directamente en la base del saco del dardo, donde la secreción es conducida inmediatamente por el dardo (ADAMO y CHASE, 1990).

2. En la familia Hygromiidae, las glándulas mucosas desembocan generalmente en la vagina, pero existen algunas excepciones : en *Ponentina*, género de posición sistemática incierta y que podría constituir una subfamilia propia, como propone SCHILEYKO (1991), desembocan en los sacos accesorios; en *Caracollina*, perteneciente según NORDSIECK (1987) a la subfamilia Ciliellinae, la única glándula mucosa está implantada sobre la vagina, pero está comunicada, mediante un conducto que discurre por la pared de la vagina, con un largo apéndice (= saco accesorio) insertado en el saco del dardo (PRIETO *et al.*, en prensa). Finalmente, y como ya se ha visto, en *Hygromia* se da una relación funcional del saco accesorio con las glándulas mucosas. Se aprecia, por tanto, una amplia variabilidad en la estructura del saco accesorio, de difícil explicación si se tratase de un órgano residual carente de función.

3. En la subfamilia Cochlicellinae (Hygromiidae) no existen sacos con dardo ni glándulas mucosas sobre la vagina; el aparato estimulador es un largo apéndice, ramificado en *Cochlicella barbara* (L., 1758), formado por un tronco grueso y por una región glandular situada en su ápice. De acuerdo con los datos anteriores, este apéndice no sería mas que un

saco accesorio muy modificado sobre el que se insertan una o varias glándulas mucosas. Recientemente, SCHILEYKO (1991) considera que *Cochlicella* pertenece a una familia independiente dentro de Helicoidea.

4. Tampoco existen sacos con dardo en la tribu Monachini (Monachinae), presentando apéndices y glándulas mucosas, con pérdidas de diverso grado; una excepción podría ser *Monacha cartusiana* (O. F. Müller, 1774), donde GIUSTI y MANGANELLI (1987) describen un apéndice inferior (= saco externo degenerado y sin dardo) y un divertículo superior sacciforme (= saco interno o accesorio). La situación es diferente en la tribu Euomphaliini (Monachinae), donde no existen sacos del dardo pero sí unas largas estructuras vaginales que han sido consideradas tradicionalmente sacos del dardo degenerados: las glándulas mucosas desembocan directamente sobre la vagina y a cierta distancia de estos apéndices.

En conclusión, es difícilmente asumible en nuestra opinión que los sacos accesorios (o sacos internos) sean sacos del dardo degenerados ya que presentan una función bien definida, la de almacenar, y evacuar durante la cópula, la secreción producida en las glándulas mucosas.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado en parte por el Proyecto de Investigación X-86.044 del Departamento de Educación, Universidades e Investigación del Gobierno Vasco. Los autores quieren agradecer a Serge GOFAS (Paris) sus valiosas críticas sobre el manuscrito, y a Yves FINET (Genève) su amabilidad por el envío del material típico de *H. tassyi*.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMO, S. A., y R. CHASE, 1990. — The « Love Dart » of the Snail *Helix aspersa* Injects a Pheromone That Decrease Courtship Duration. *J. exp. Zool.*, **255** : 80-87.
- ANDRÉ, J., 1982. — Les peuplements de mollusques terrestres des formations végétales à *Quercus pubescens* Willd. du Montpelliérais. Premiers résultats. *Malacologia*, **22** (1-2) : 483-488.
- BIGGS, H. E. J., 1958. — Notes on *Hygromia cinctella* (Draparnaud). *J. Conch.*, **24** (5) : 177-178.
- BOFILL, A., y F. HAAS, 1920a. — Estudi sobre la malacologia de les Valls Pirenaïques. Vall del Noguera Pallaresa. *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **3** (10) : 105-172 + 3 pl.
- BOFILL, A., y F. HAAS, 1920b. — Estudi sobre la malacologia de les Valls Pirenaïques. Conca del Llobregat. *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **3** (13) : 381-831 + 4 pl.
- BOFILL, A., F. HAAS y J. B. AGUILAR-AMAT, 1918. — Fauna malacològica del Pirineu català. I. Estudi sobre la fauna malacològica de la Vall de l'Essera. *Treb. Inst. catal. Hist. nat.*, Barcelona, **1** : 9-110 + 4 pl.
- BOURGUIGNAT, J. R., 1884. — Hélice nouvelle des montagnes de l'Ariège. *Bull. Soc. Malac. Fr.*, **1** : 357-358.
- FAGOT, P., 1880. — Histoire malacologique des Pyrénées françaises. VI. Basses-Pyrénées. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **14** : 286-307.
- 1890. — Histoire malacologique des Pyrénées françaises et espagnoles. *Bull. Soc. Ramond*, **25** (4) : 215-244.

- FORCART, L., 1972. — Systematische Stellung und Unterteilung der Gattung *Sphincterochila* Ancey. *Arch. Moll.*, **102** (4-6) : 147-167.
- GERMAIN, L., 1930. — Faune de France. 21. Mollusques terrestres et fluviatiles. Lechevalier Ed., Paris. 477 pp. + 13 pl.
- GIUSTI, F., y G. MANGANELLI, 1987. — Notulae malacologicae, XXXVI. On some Hygromiidae (Gastropoda : Helicoidea) living in Sardinia and in Corsica. (Studies on the Sardinian and Corsican Malacofauna VI). *Boll. Malacologico, Milano*, **23** (5-8) : 123-206.
- GIUSTI, F., y G. MANGANELLI, 1989. — Notulae malacologicae, XLIV. A new Hygromiidae from the Tyrrhenian islands of Capraia and Sardinia with notes on the genera *Xeromicra* and *Xerotricha* (Pulmonata : Helicoidea) (Studies on the Sardinian and Corsican malacofauna, VIII). *Boll. Malacologico, Milano*, **25** (1-4) : 23-62.
- GOULD, S. J., 1977. — Ontogeny and phylogeny. The Belknap Press of Harvard University Press Ed., Cambridge. 501 pp.
- GRAELLS, M. P., 1846. — Catálogo de los moluscos terrestres y de agua dulce observados en España, y descripción y notas de algunas especies nuevas o poco conocidas del mismo país. Madrid.
- HAAS, F., 1929. — Fauna malacológica terrestre y de agua dulce de Cataluña. *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **13** : 1-491.
- HESSE, P., 1931. — Zur Anatomie und Systematik palaearktischer Stylommatophoren. *Zoologica*, **31** (81) : 1-118 + 16 pl.
- KERNEY, M. P., R. A. D. CAMERON y J. H. JUNGBLUTH, 1983. — Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Paul Parey Ed., Hamburg u. Berlin. 384 pp. + 24 pl.
- LARRAZ, M., M. BECH y A. CAMPOY, 1981. — Estudio de algunas especies de moluscos del Macizo de Quinto Real (Navarra). *Munibe*, San Sebastián, **33** (1-2) : 79-85.
- LARRAZ, M., y A. CAMPOY, 1980. — Estudio faunístico del macizo de Quinto Real. II. Moluscos (Mollusca). *Publ. Biol. Univ. Navarra*, Pamplona, **3** : 1-19.
- LARRAZ, M., y R. JORDANA, 1984. — Moluscos terrestres de Navarra (Mollusca : Gastropoda) y descripción de *Xeroplexa blancae* n. sp. (F. Helicidae). *Publ. Biol. Univ. Navarra*, Pamplona, **11** : 1-65.
- LOCARD, A., 1894. — Conchyliologie française. Les coquilles terrestres de France. Description des familles, genres et espèces. J. B. Bailliére et fils. Ed., Lyon et Paris. 370 pp.
- MERMET, C., 1843. — Histoire des Mollusques terrestres et fluviatiles vivant dans les Pyrénées-Occidentales. *Bull. Soc. Sci. Lett. Arts, Pau* : 145-240.
- MOQUIN-TANDON, A., 1855. — Histoire Naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France. T. I : vii + 416 pp., t. II : 646 pp., atlas : 92 pp. + 54 pl. J. B. Bailliére Ed., Paris.
- NANSOUTY, C., 1872. — Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles des trois départements des Basses-Pyrénées, des Hautes-Pyrénées et des Landes. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **6** : 76-82.
- NORDSIECK, H., 1987. — Revision des Systems der Helicoidea (Gastropoda : Stylommatophora). *Arch. Moll.*, **118** (1/3) : 9-50.
- OJEA, M., y N. ANADON, 1983. — Estudio faunístico de los Gasterópodos de las vertientes sur y oeste del Monte Naranco (Oviedo, Asturias). *Bol. Cienc. nat. IDEA*, **32** : 69-90.
- PERJESI, G., 1985. — Quelques contributions à la connaissance et distribution hongroise et européenne de l'*Hygromia cinctella*. *Soosiana*, **13** : 38-42. (En húngaro).
- PRIETO, C. E., 1986. — Estudio sistemático y biogeográfico de los Helicidae sensu Zilch, 1959-60 (Gastropoda : Pulmonata : Stylommatophora) del País Vasco y regiones adyacentes. Tesis Doctoral. Universidad del País Vasco. 393 pp. + 10 pl.
- PRIETO, C. E., A. I. PUENTE, K. ALTONAGA y B. J. GOMEZ. — Genital morphology of *Caracollina lenticula* (Michaud, 1831), with a new proposal of classification of helicodontoid genera (Pulmonata : Hygromioidea). *Malacologia*, **35**. (En prensa)

- RICHARDSON, L., 1980. — Helicidae : Catalog of species. *Misc. Publ. Dep. Malac. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, **3** : iii + 1-356 (part. 1) and iii + 357-697 (part. 2).
- SCHILEYKO, A. A., 1972. — Taxonomical and geographical structure of the tribus Hygromiini Schileyko (Pulmonata : Helicidae). *Zool. Zh.*, **51** : 1129-1141. (En ruso).
- 1978. — Molluscs of the superfamily Helicoidea. *Fauna SSSR*, (N.S.), **17** : 1-384. (En ruso).
- 1991. — Taxonomic status, phylogenetic relations and system of the Helicoidea sensu lato (Pulmonata). *Arch. Moll.*, **120** (4/6) : 187-236.
- VILELLA, M., 1965. — Notas malacológicas. III. Fauna malacológica del Vall Ferrera. *Misc. Zool.*, Barcelona, **2** (1) : 23-30.
- WATSON, H., 1919. — Notes on *Hygromia limbata* (Drap.). *Proc. malac. Soc. London*, **13** : 120-132 + 2 pl.

ANEXO I

Recopilación bibliográfica para *Hygromia (Riedelia) limbata* (Drap., 1805)

METODOLOGÍA : Se han recogido únicamente los trabajos con citas lo suficientemente concretas como para poder ser representadas en coordenadas UTM; todas las restantes (países, provincias o departamentos) han sido omitidas. Sólomente se indica el epíteto específico cuando este difiere del actualmente válido. En cada localidad se indica entre paréntesis el departamento o provincia y sus coordenadas UTM. Para las provincias españolas se utilizan las letras de las matriculas provinciales y para los departamentos franceses las siguientes : AR, Ariège; AU, Aude; GS, Gers; HG, Haute-Garonne; HP, Hautes-Pyrénées; PA, Pyrénées-Atlantiques; PO, Pyrénées-Orientales; TN, Tarn.

POTIEZ y MICHAUD, 1838, *Gal. Moll.*, cat. méthod. : Barèges (HP, BH65). DUPUY, 1843, *Essay Mol. terr. fluv.* : Auch (GS, CJ03); Gimont (GS, CJ23); Lectoure (GS, CJ16); Eauze (GS, BJ56); Bivès (GS, CJ25). MERMET, 1843, *Hist. Moll. terr. fluv. Pyr.-Occ.* : *l. y cincitella* : Parc (PA, YN19). GRATELOUP y RAULIN, 1855, *Cat. moll. terr. fluv.* : Ravin d'Ayré (HP, BH65). MOQUIN-TANDON, 1855, *Hist. nat. Moll. terr. fluv. France*, t. II : La Preste (PO, DG59); Ax (AR, DH03); Luchon (HG, CH04); Barèges (HP, BH65); Saint-Pé (HP, YN37); Blagnac (HG, CJ73); Muret (HG, CJ61). MABILLE, 1858, *J. Conchyl.*, **7** : Saint-Jean-de-Luz (PA, XP00). MABILLE, 1865, *J. Conchyl.*, **13** : Bayonne, sur les bords de l'Adour (PA, XP21). MASSOT, 1872, *Bull. Soc. agric. scient. litt. Pyr.-Orient.*, **19** : Arles-sur-Tech (PO, DH70); Serralongue (PO, DG69); Sorède (PO, DH90); Le Boulou (PO, DH80); Caudiès (PO, DH44); La Preste (PO, DG59). NANSOUTY, 1872, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **6** : Bayonne (PA, XP21); Bagnères-de-Bigorre (HP, BH67); Tarbes (HP, BH69). FAGOT, 1873, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **7** : Torrent d'Aulus (AR, CH64). FAGOT, 1875, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **9** : Toulouse : Pech-David (HG, CJ72); Toulouse : rive gauche de la Garonne (HG, CJ72); Toulouse : prairie de Portet (HG, CJ72); bords du Touch, entre Saint-Martin et Saint-Michel (HG, CJ62); Villemur (HG, CJ75); Fourquevaux (HG, CJ81). FAGOT y NANSOUTY, 1875, *Bull. Soc. Ramond*, **10** : Barèges (HP, BH65); Bagnères (HP, BH67); Saint-Pé (HP, YN37); Pic d'Ayré (HP, BH65). FISCHER, 1876, *J. Conchyl.*, **24** : Vallée de Cauterets (HP, YN35); Cirque de Gavarnie (HP, YN43). FAGOT, 1877, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **11** : Petites Pyrénées (HG, CH47). FOLIN y BERILLON, 1877a, *Bull. Soc. Borda*, **2** (1) : Plateau d'Iraty (PA, XN56); Nivelles d'Arneguy (PA, XN47). FOLIN y BERILLON, 1877b, *Bull. Soc. Sci. Arts Bayonne* : Bramepan (PA, XP21); *l. Sarratina y l. albina* : Bramepan (PA, XP21). FAGOT, 1878, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **12** : Petites Pyrénées (HG, CH37). DUPUY, 1879, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **13** : La Preste (PO, DG59); Montagne du Bouchaner (PO). FAGOT, 1880a, *Bull. Soc. agric. scient. litt. Pyr.-Orient.*, **24** : Torrent du Garbet (AR, CH64); *l. Sarratina* : Vallée d'Aulus (AR, CH63). FAGOT, 1880b, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **14** : Ax (AR, DH03); Vallée d'Aulus (AR, CH63); La Bastide-de-Sérou (AR, CH76). FAGOT, 1880c, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **14** : Plateau d'Iraty (PA, XN56); Vallée de la Nivelles d'Arneguy (PA, XN47). FAGOT, 1882a, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **16** : Vallée de Barèges (HP, BH65); Vallée de Cauterets (HP,

YN35). FAGOT, 1882*b*, *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **16** : Pic du Gar (HG, CH15). LOCARD, 1882, Prod. Malac. Fr. : *odeca* : Hendaye (PA, XP00); Bayonne (PA, XP21); *Hylonomia* : Lourdes (HP, YN47); *I. inumbilicata* : La Preste (PO, DG59). BOFILL, 1884, *Crón. Cient.*, Barcelona, **7** (162) : Ribas (GE, DG38); entre los establecimientos de Parramon y de Montagut (GE, DG38); Camprodón (GE, DG48); La Preste (PO, DG59); Vilaller (L, CH10). BOURGUIGNAT, 1884, *Bull. Soc. Malac. Fr.*, **1** : *I. inumbilicata* : La Preste (PO, DG59). GOURDON, 1887, *Bull. Soc. Ramond*, **22** : *hylonomia* : Azet (HP, BH84); entre Saint-Lary et le Ruadet (HP, BH74); Val de Moudang (HP, BH71); *odeca* : entre Saint-Lary et le Ruadet (HP, BH74). FAGOT, 1887*a*, *Crón. Cient.*, Barcelona, **10** (212) : *hylonomia* : Desde el Hospicio de Venasque á Campo (HU, BH90); Lourdes (HP, YN47); Castejón de Sos (HU, BH90); *odeca* : Castejón de Sos (HU, BH90). FAGOT, 1887*b*, *Crón. Cient.*, Barcelona, **10** (222) : *odeca* : Valle de Arán (L, CH13); Toulouse (HG, CJ72); *hylonomia* : Valle de Arán (L, CH13); *I.* : Castres (TN, DJ32). SALVAÑA, 1888, *An. Soc. Esp. Hist. nat.*, **17** : *hylonomia* : Castellfollit (GE, DG67); Santa Magdalena de Puigsacáu (GE, DG67). FAGOT, 1889, *Crón. Cient.*, Barcelona, **12** : *hylonomia* y *odeca* : Valle de Ezca (NA, XN63); Valle de Salazar (NA, XN53). GOURDON, 1889, *Bull. Soc. Malac. Fr.*, **6** : *hylonomia* : Région de las Paules (HU, CH00); Pentas occidentales de la Sierra de Santa-Lucia (HU, CH00); Haute région de l'Isabena (HU, CH00). FAGOT, 1890, *Crón. Cient.*, Barcelona, **13** (298) : *hylonomia* : Parte media entre Fiscal y el hospicio de Bucharo (HU, YN31). BOFILL, 1891, *Crón. Cient.*, Barcelona, **14** (318) : Llavorsí, junto al Hostal del Rey (L, CH50); Viella (L, CH13); Betrén (L, CH22); Escunyan (L, CH22); Artias (L, CH22); Artigas de Linc (L, CH12); Montaña Pumarola (L, CH13); Montaña Piusa (L, CH13). FAGOT, 1896, *Bull. Soc. Étud. scient. Aude*, **7** : *hylonomia* : Mont Alaric (AU, DH67); *I.* : Montagne-Noire (AU, DJ50); *odeca* : Forêt des Fanges (AU, DH44). MALUQUER, 1904, *Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat.*, **4** : *hylonomia* : Castellar d'en Huch (B, DG18). FAGOT, 1905, *Bull. Inst. Catal. Hist. nat.*, **9** : *hylonomia* : entre Saint Julià et Urgell (L, CG79). FAGOT, 1907, *Bol. Soc. Arag. Cienc. nat.*, **6** (8-10) : *hylonomia* : Villaler (L, CH10); de l'hospice de Vénasque à Campo (HU, BH90); entre Fiscal et l'hospice de Boucharo (HU, YN31); Las Paules (HU, CH00); Pentas occidentales de la sierra Santa Lucia (HU, CH00); Panticosa (HU, YN23); *odaeca* : Castejón de Sos (HU, BH90); Astos de Vénasque (HU, BH92). BOFILL, 1909, *Act. Mem. I Congr. Nat. esp.*, Zaragoza : *hylonomia* : Vilaller (L, CH10); Font del Colom (L, CG16); Pont de Montanyana (HU, CG06); *odeca* : entre Pont de Montanyana y La Agustina (HU, CG06); Castejón de Sos (HU, BH90). MALUQUER, 1912, *Butll. Inst. Catal. Hist. nat.*, **9** (4) : Vall de Ribas (GE, DG38). AGUILAR-AMAT, 1915, *Butll. Inst. Catal. Hist. nat.*, **15** : *hylonomia* : Camprodón (GE, DG48); Ribas (GE, DG38). BOFILL, 1917, *Junta Cienc. nat. Barcelona* : *hylonomia* : Camprodón, passeig de la Font Nova (GE, DG48); Camprodón (GE, DG48); Pobra de Segur (L, CG37); *odeca* : Artiga, vall d'Aràn (L, CH12). BOFILL, HAAS y AGUILAR-AMAT, 1918, *Treb. Inst. Catal. Hist. nat.*, Barcelona, **1** : *I. odeda* : Congostos del Run (HU, BH90); Castejón de Sós (HU, BH90); Benasque (HU, BH92); entre Benasque i aiguabarreig de Vallhiberna (HU, CH02); entre el aiguabarreig de Vallhiberna i Banys de Benasque (HU, CH02); Banys de Benasque (HU, CH02); Hospici de Benasque (HU, CH02); entre el pla dels Estanys i la Renclusa (HU, CH02). WATSON, 1919, *Proc. Malac. Soc. London*, **13** : Pau (PA, YN19); Salies-de-Béarn (PA, XP61); Argelès (HP, BH77); Ciboure (PA, XP10). BOFILL y HAAS, 1920*a*, *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **2** : *I. odeda* : entre La Agustina i Pont de Montanyana (L, CG16); Font del Colom, de Pont de Montanyana (L, CG16); Caldes de Bohí (L, CH21); Vilaller (L, CH10); Senet (L, CH11). BOFILL y HAAS, 1920*b*, *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **3** (10) : *I. odeda* : Pobra de Segur, en l'horta (L, CG37); Pobra de Segur, camí de la Riba (L, CG37); Collegats (L, CG38); Llavorsí (L, CH50); entre Esterri i Isil (L, CH42); entre Isil i Escala Alta (L, CH42). BOFILL y HAAS, 1920*c*, *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **3** (12) : *I. odeda* : entre Seu d'Urgell i Sant Julià de Lòria (AN, CG79); Sant Julià de Lòria (AN, CH70). BOFILL y HAAS, 1920*d*, *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **3** (13) : *I. odeda* : Pobra de Lillet (B, DG17). BOFILL y HAAS, 1921, *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **3** (15) : *I. odeda* : Vall d'Aran (L, CH13); Vall del Jueu (L, CH13); Artiga de Lin (L, CH12); Alta vall del Jueu, o sigui Pumerola (L, CH13); Muntanya de La Piusa (L, CH13); Viella (L, CH13); Vall del riu Nere (L, CH12); Betrén (L, CH22); Escunyan (L, CH22); Arties (L, CH22); entre Arties i Salardú (L, CH22); Pujant al Port de la Bonaygua (L, CH32). BOFILL, HAAS y AGUILAR-AMAT, 1921, *Treb. Mus. Cienc. nat. Barcelona*, **3** (14) : *I. odeda* : Girona (GE, DG84); Vidrà (GE, DG46); Ripoll (GE, DG37); Gombreny, font de la Pedragosa (B, DG27); Montgrony (B, DG27); Vall de Ribes (GE, DG38); Ribes (GE, DG38); Queralps (GE, DG38); Camprodón (GE, DG48); Serra de Navà, prop Camprodón (GE, DG48); Setcases (GE, DG49); Castellfullit (GE, DG67); Olot (GE, DG57); Santa Magdalena de Puigsacalm (GE, DG46); Collsacabra, prop Olot (GE, DG46); Pla Traver, prop Olot (GE, DG57); Lladó (GE, DG87). AGUILAR-AMAT, 1927,

Bull. Inst. Catal. Hist. nat., 7 (6) : *l. odeda* : Montesquiu (B, DG36); Llaers, Bufadors de Babi (GE, DG36); Bellmunt (B, DG46); Ciuret (GE, DG46); Pla Traver (GE, DG57). AGUILAR-AMAT, 1929, *Bull. Inst. Catal. Hist. nat.*, 9 (6) : *edeca* (sic) : San Juan de las Abadesas (GE, DG47); Rocabrúna (GE, DG58). HAAS, 1929, *Mem. R. Soc. Esp. Hist. nat.*, 15 : *odeda* : Andoain (SS, WN78). GERMAIN, 1930, *Faune France* : Saint-Jean-de-Luz (PA, XP00). O. ZARATE y O. ZARATE, 1949, *Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat.*, 47 : Bilbao, Peña de Orduña (BI, VN95); Gueñes (BI, VN98); Santurce (BI, VN99); Zarauz (SS, WN69); Zumaya (SS, WN69); Macizo del Gorbea : Villaró (BI, WN17); Santuario de Aránzazu (SS, WN45); Monte Aloñah (SS, WN46); Vergara (SS, WN47); Balneario de Alzola (SS, WN48); Deva (SS, WN59); Zumárraga-Aizpuruchu (SS, WN57); Cestona (SS, WN68); Zarauz-Guetaria (SS, WN69); San Sebastian : Parque Cristina Enea (SS, WN89); Valle del Baztán (NA, XN18); Roncesvalles (NA, XN36); Ermita de San Miguel in excelsis (NA, WN85); *l. hylonomia* : Valle del Ezca (NA, XN52); Valle del Salazar (NA, XN42); *l. odeda* : Valle del Ezca (NA, XN52); Valle del Salazar (NA, XN42); San Sebastián (SS, WN89). VILELLA, 1965, *Misc. Zool.*, Barcelona, 2 : *cinctella* : Aro (L, CH61). GITTENBERGER, 1968, *Bol. Soc. Hist. nat. Baleares*, 14 : Défilé de Pierre-Lys (AU, DH34). ALTIMIRA y BALCELLS, 1972, *Pirineos*, Jaca, 104 : *odeda* : El Boalar (HU, XN91); San Juan de la Peña : Monte Pano (HU, XN90); San Juan de la Peña : monasterio viejo (HU, XN90); Santa Cruz de la Serós : El Cubilar (HU, XN91); San Juan de la Peña : Collada de El Maqui (HU, XN80); Arañones (HU, YN03); Selva de Oza (HU, XN84); Zuriza (HU, XN74); Barranco de Bujaruelo (HU, YN33). SCHILEYKO, 1972, *Zool. Zhurnal.*, 51 (8) (en ruso) : Moulis (AR, CH45); Saint-Girons (AR, CH46); Castillon : Monrojo (HP, CH35). SACCHI, 1979, *Boll. Mus. Civ. Venezia*, 30 : Jaca, fondovalle del Río Aragón (HU, YN01); Prati a sud della città di Jaca (HU, XN91). FERNANDEZ, 1980, *Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat. (Biol.)*, 78 : *odeda* : Collsabrá (B, DG46). MARCUZZI y BIONDI, 1980, *Bull. Cent. Étud. Rech. scient.*, Biarritz, 13 (1) : Bayonne (PA, XP21). LARRAZ y CAMPOY, 1980, *Publ. Biol. Univ. Navarra*, Pamplona, 3 : *cinctella* : Macizo de Quinto Real (NA, XN26). ALTONAGA y GOMEZ, 1981, *Elhuyar*, San Sebastián, 7 (4) : Iso (NA, XN42); Usun (NA, XN42); Arbaiungo arroila (NA, XN42). LARRAZ, BECH y CAMPOY, 1981, *Munibe*, San Sebastián, 33 (1-2) : *cinctella* : Macizo de Quinto Real (NA, XN26). BECH y FERNANDEZ, 1982, *La Veu de Tona*, 30 : *odeda* : Tona (B, DG33). LARRAZ y JORDANA, 1984, *Publ. Biol. Univ. Navarra*, Pamplona, 11 : Iribas (NA, WN86); Echauri (NA, WN93); Urriza (NA, WN95); Beunza (NA, XN05); Aralar (NA, WN86); Leurza (NA, XN06); Urbasa (NA, WN64); Orhy (NA, XN66); Ezcurra (NA, WN97); Santesteban (NA, XN07); Minchate (NA, XN65); Lóquiz (NA, WN63); Zugarramurdi (NA, XN19); El Perdón (NA, XN03); Irurzun (NA, WN95); Uztarroz (NA, XN65); Orbaiceta (NA, XN46); Loiti (NA, XN32); Izaga (NA, XN23); Oroquieta (NA, XN06); Ituren-Zubieta (NA, XN07); Aoiz (NA, XN33); Iratí (NA, XN56); Quinto Real (NA, XN26); Elizondo (NA, XN27); Roncesvalles (NA, XN36). FERNANDEZ, 1985, *Bol. R. Soc. Esp. Hist. nat. (Biol.)*, 80 (3-4) (1982) : Font de l'Atalaya, St. Boi de Lluçanès (B, DG25); Font de les Coves, Prats de Lluçanès (B, DG15). RAMOS y APARICIO, 1985, *Malac. Rev.*, 18 : Los Pandos (S, VN27); Santander, Cobanera city district (S, VP31). GIUSTI y MANGANELLI, 1987, *Boll. Malac.*, Milano, 23 (5-8) : Macizo de Gorbea, S. of Arraba (BI, WN16). OJEA, RALLO y ITURRONDOBEITIA, 1987, *Kobie*, Bilbao, 16 : entre Górliz, Arminza y Urdúliz (BI, WP00); Orduña (VI, VN95).

ANEXO II

Lista de localidades de *Hygromia (Riedelia) limbata* (Drap., 1805)

Las fechas de recolección, los recolectores y el material recogido se han omitido y las coordenadas UTM se han abreviado. Todo el material estudiado se encuentra en la colección de Malacología de la UPV/EHU.

Alava : Altube, WN15; Angosto, VN94; Añés, VN86; Aramayona : Ibarra, WN36; Atauri, WN43; Bajauri, WN32; Délica : cañón río Nervión, WN05; Fuente Los Chorros, WN23; Gurendes, VN94; Ibarra/Mondragón : 2 km, WN36; Murguía : río Bayas, WN15; Orduña : Pico del Fraile, VN95; Osma : Valderoño, VN94; Ribera, VN84; Santa Cruz de Campezo, WN52; Sarría : puente Blanco, WN15;

Sierra Salvada, VN96; Subijana : desfiladero, WN04; Valderejo, VN84; Zárate, WN15. **Burgos** : Bárcenas, VN57; Espinosa de los Monteros, VN56; Estacas de Trueba, VN47; Hayal de Santiago, WN05; Horadada, La : sedim.?, VN63; Mercadillo de Mena, VN77; Montes de Orduña : Txarlarzo, VN95; Peña de Orduña, VN95; Quintana Entrepeñas : sedim, VN74; San Zadornil, VN84; Siones, VN76; Villabasil, VN76; Villafria, VN84; Villalba de Losa : Txolope, VN95; Villasana de Mena, VN77; Villasante de Montija/Colina, VN66. **Cantabria** : Agüera, VN79; Alceda, VN28; Arredondo, VN59; Bustablado, VN49; Cotillo, VN18; Entrambasaguas, VP40; Hazas/Asón, VN58; Isla, VP51; Llaguno, VN79; Peña Cabarga, VP30; Puente Viesgo, VN29; Pujayo, VN17; San Román, VP31; Sel de la Peña, VN27; Sierra de Ibio, VN09; Valle Asón, VN58; Vega de Pas : Candolías, VN37; Villacarriedo, VN38. **Gers** : Beaulieu, CJ03; Masseube/Auch, CJ01; Miélan/Tillac, BJ81; Mirande, BJ92. **Guipúzcoa** : Aitzgorri : 2 km S, WN55; Aitzgorri : Campa de Urbía, WN55; Aizarna : 3 km, WN68; Albistur, WN77; Alkiza, WN78; Alto de Itziar, WN59; Aralar : Oidui, WN76; Arantzazu, WN45; Aritzalde, WN55; Arzallus, WN68; Ataun : San Martín, WN66; Bedayo, WN76; Bengoetxea, WN56; Cerain, WN56; Cestona, WN68; Hernialde, WN77; Motrico, WN59; Ojarbi, WN66; Oñate, WN46; Otzaurte, WN57; Peña Madariaga, WN58; Régil, WN67; San Miguel de Artadi, WN69; San Sebastián : Urgull, Alza y Gladys Enea, WN89; Tolosa, WN77. **Haute-Garonne** : Astau, BH93; Superbagnères, CH03. **Hauts-Pyrénées** : Bagnères-de-Bigorre/Gerde, BH67; Bareilles, BH95; Betpouey, BH55; Cadéac/Gouaux, BH85; Cauterets : N, YN35; Ost, YN36; Pont de Prat, BH83; Pragnères, BH54; Prat/Lahitte, BH87; Sarrancolin, BH86; Saint-Lézer, BJ60; Saint-Pé-de-Bigorre, YN37; Tournay, BH78; Viallette, La, BH66. **Huesca** : Ansó : 3 km N, XN73; Bielsa : embalse de Pineta, BH72; Bujaruelo, YN32; Candanchú, YN03; Castarnes : cruce, CH10; Formigal, YN13; Obarra, CG09; Panticosa, YN23; Piedrafita de Jaca, YN13; Pineta : parador, BH62; Plan de Escún, Garganta, BH71; Plan : puente de la FONDE, BH82; Pueyo de Jaca, YN23; Sallent de Gállego, YN13; San Juan de la Peña, y monasterio viejo, XN90; Selva de Oza : Boca del Infierno, XN84; Sigués : puente río Ezca, XN62; Siresa, XN83; Urdués : 1 km, XN83; Villanúa, YN02. **La Rioja** : Ezcaray, VM98; Leiva, VN90; Monte Toloño, junto Labastida, WN11; Posadas, VM97; San Millán de la Cogolla, WM18; Villanueva de Cameros, WN26. **Navarra** : Allí : alred. cueva Akelar, WN96; Aralar : Altxueta y Casa Forestal, WN85; Arteta, WN94; Atondo, WN94; Baraibar, WN86; Ciordia, WN64; Elizondo, XN27; Enderlaza, XN09; Etxalar, XN18; Foz de Arbayún, XN42; Foz de Minchate, XN65; Huarte Araquil, WN84; Irati, XN56; Iribas : río Ercilla, WN86; Iribas : nacedero río Ercilla, WN85; Irurzun : Monte Erga, WN95; Isaba, XN64; Ispegui, WN28; Madoz, WN95; Monreal, XN22; Nuestra Señora del Camino, XN63; Ochagavía, XN55; Olazagutia, WN64; Orbaiceta, XN45; Puerto de Otsondo, XN28; Rincón de Belagua, XN75; Roncesvalles, XN36; Santesteban, XN07; Unzué, XN12; Urbasa : km 28, WN64; Urdax, XN29; Urzainki : 1 km N, XN64; Usateguieta, WN97; Ustarroz, XN65; Usún, XN42; Valle del Roncal : entrada, XN62; Vera de Bidasoa, XN09; Yanci, XN08. **Pyrénées-Atlantiques** : Arette, XN87; Arthez-de-Béarn, XP91; Arthez-d'Asson, YN27; Arudy, YN07; Aurratze, XN77; Atherey, XN77; Aydius, YN06; Barkoxe, XN88; Bedous, XN96; Bidarraí, XN39; Bioux-Artigues, YN04; Bosque de Sansanet, XN94; Cambó, XP20; Camou-Cihigue, XN77; Castet, YN17; Col d'Osquich, XN68; Corne/Ger, YN39; Corolotz, XP40; Chibaucoa, XP10; Donibane Garazi, XN48; Eaux-Bonnes, YN16; Eaux-Chaudes, YN05; Escot, XN97; Gabas, YN05; Gelos, YN19; Gorges de Kakouetta, XN76; Gourette, YN15; Holkarte : Gorges de H.-Oladubi, XN66; Irisarry, XN49; Issor, XN97; Isturitz-Oxocelaya, XP40; Ithurraldia, XN48; Itsasu, XN29; Larrau : puerto, XN66; Leorlas/Urdax, XN29; Lescun, XN95; Lons, YP10; Louhossoa, XN39; Mauleon, XN78; Muskildi, XN68; Peyrehorade, XP52; Pic de Gillers, XN86; Portalet : fuerte, YN14; Puerto de Escale : N, XN94; Saint-Jean-le-Vieux, XN48; Sare, XN19; Sainte-Engrâce, XN86; Sainte-Engrâce : presa, XN76; Saint-Martin, XP60; Suhare, XN67; Urdos : central eléctrica, XN95; Urgazieta, XP31; Ustaritz, XP20; Zelai, XP30. **Vizcaya** : Acorda, WP20; Aldeacueva, VN68; Anboto : Campa de Larrano y alred. Galtzaikoba, WN37; Arcentales : La Toba, VN89; Areta/Bengochea, WN07; Arminza, WP00; Aspilza, WN49; Atxarte, WN37; Axpe-Busturia, WP20; Basinagre : alred. cueva La Mora, VN79; Bériz, WN38; Bilbao : Altamira, Arabella y Txurdinaga, WN09; Cadena, La : Pico del Moro, Ventalaperra y alred. cueva Teleférico, VN68; Calera del Prado, La, VN67; Canala, WP20; Ceánuri, WN27; Ceberio : Ermitabarri, WN17; Ciérvana, VN99; Dima : entrada cueva Barronbarro II, WN27; Ereño, WP30; Galdames : alred. cueva 6.G.74, alred. cueva Los Cuervos y montes, VN99; Gardata, WP30; Gorbea : Aldamiñape, Arraba, Itxina, Lekanda, Ojo Atxular, Paraíso de Arraba, Paso de Aldape, Paso de Mandabide, Río Padrobaso, Río Zubizola y Yondegorta, WN16; Iruzubieta, WN38; Jaureguia/Ibarra, WN07; Lamindano, WN27; Lauquiniz, WN09; Lejona : Universidad, WN09;

Lendoño de Arriba, VN96; Lequeitio, WP40; Marquina, WN49; Nachitua, WP30; Orduña : subida a la Virgen, VN96; Pagasarri : 2 km del refugio y San Roque, WN08; Portuondo, WP20; Regato, El, y pantano superior, VN99; San Pedro de Atxerre, WP20; San Pedro de Galdames, VN98; Santa Agueda, VN98; Tellitu, VN98; Traslaviña : apeadero, VN88; Treto, VN68; Trucíos : Barranco de Laguanaz, VN89; Ubidea, WN26; Untzillaitz, WN27; Urkizu, y alred. cueva Otxas y alred. cueva Usumaltxe, WN18; Yurre, WN17; Zabalandi : hayedo, WN37; Zaramillo : alred. mina. VN98; Zolarte, WN39.